第 40 卷 第 3 期　　昆 虫 学 报　　Vol. 40, No. 3
1997 年 8 月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Aug., 1997

苹果园中凹唇壁蜂和紫壁蜂的生态位比较研究*

杨龙龙　　吴燕如　　周伟儒
(中国科学院动物研究所　北京　100080)　　(中国农科院生防研究所　北京　100081)

摘要　本文对凹唇壁蜂 *Osmia excavata* Alfken 和紫壁蜂 *O. jacoti* Cockerell 的时间、空间、营养和筑巢生态位进行了研究。结果表明，在苹果园内人工释放和管理条件下，两种壁蜂在不同的资源序列上具有不同的生态位宽度、生态位重叠和不同程度的竞争关系。其中在营养上的竞争最为激烈，生态位重叠值和种间竞争系数分别高达 0.9690 和 0.9994。日活动时间生态位竞争次之，其重叠值和种间竞争系数分别为 0.7960 和 0.9350；时间生态位（季节）和空间生态位重叠值则分别为 0.6500 和 0.6710，种间竞争系数为 0.8213 和 0.8234；并且在人工巢管的选择上竞争性最小，生态位重叠值仅为 0.4930，种间竞争系数为 0.6052。凹唇壁蜂在营养生态位和时间生态位上较高的专一性均表现出其比紫壁蜂对苹果传粉作用更为显著。紫壁蜂在苹果开花后期的传粉作用较强。

关键词　凹唇壁蜂，紫壁蜂，生态位，苹果，传粉

生态位研究是近代生态学的重要领域之一。特别是在理论上超体积生态位概念的产生[1]和对生态位特征进行定量测定和比较研究中应用的数学方法的发展[2,3]，推动了不同物种的竞争在时间、空间及营养等方面大量的研究。近十几年来，我国也开展了生态位理论和实际应用的研究，主要有扩展的生态位理论[4]、生态位原理和方法[5]、生态位定义和重叠的测算[6,7]，以及水稻 3 种螟虫[8]、3 种飞虱的生态位研究[9]、草原蝗虫营养生态位的研究[10]、柑桔叶螨及其天敌的生态位研究[11]和柑桔吸汁性害虫生态位研究及竞争群划分[12]等。

凹唇壁蜂 *Osmia excavata* Alfken 和紫壁蜂 *O. jacoti* Cockerell 是我国用于为栽培植物传粉的重要的野生蜜蜂[13]。在人工释放和适当管理的条件下，这两种壁蜂都能够为杏、樱、桃、梨和苹果等果树提供足够的授粉服务，并显著提高座果率和果品质量。自 1990 年以来，对凹唇壁蜂和紫壁蜂的生物学和传粉作用进行了研究[14]，并比较了它们的访花行为和传粉生态学[15]。但是，凹唇壁蜂和紫壁蜂在同一个果园中释放时，所利用的食物资源基本相同，是否存在着种间的生态位竞争，仍然未知。因此，为了更加有效地利用和科学地管理这两种壁蜂，研究它们的生态位差异、分化和进化上的适应对策等具有重

* 本项目是陈永林研究员主持的中国科学院“八五”重点项目“生物类群及其间生态适应机理和胁迫因子影响的研究”中的子课题之一
1996-02-15 收稿，1996-04-02 收修改稿

要的意义。

1 材料和方法

1991年至1993年4、5月苹果开花期间，在山东省威海市河西村和招远市鲁格庄，各选择2块面积约1hm^{2}的苹果园，每块地样均匀设置15个巢箱，内有长13～15 cm、内径4～9 mm的人工巢管约300根。壁蜂被释放以后，分别观测并记录凹唇壁蜂和紫壁蜂对人工巢管的选择和利用程度、日采粉活动频率、季节活动频率、在树冠上下层花朵的选择性、以及采集的蜂粮中苹果花粉的比例等，并从以下三个方面进行分析。

1.1 生态位宽度

采用Levins（1968）的生态位宽度指数（B）测度。

$$B = 1/(S\sum_{i=1}^{s} P_i^2)$$

式中，B＝物种的生态位宽度；S＝资源的等级数；P_i＝物种利用第i等级资源占利用总资源的比例。

1.2 生态位重叠

采用Colwell & Futuyma（1971）的生态位相似性比例（C）测度。

$$C_{ij} = 1 - 1/2\sum_{h=1}^{s} |P_{ih} - P_{jh}|$$

式中，C_{ij}＝物种i和物种j的生态位相似性比例，并且有$C_{ij}=C_{ji}$；P_{ih}、P_{ih}＝物种i和物种j在h资源序列中利用总资源的比例；s＝资源序列的等级数。

1.3 种间竞争

采用May（1975）的种间竞争系数（α）测度[16]。

$$\alpha = \sum P_iP_j/[(\sum P_i^2)(\sum P_j^2)]^{1/2}$$

式中，α＝物种i和物种j在相同资源中的竞争系数，P_i和P_j分别表示物种i和物种j在各资源序列中的比例。

2 结果与分析

2.1 时间生态位

在苹果花期凹唇壁蜂和紫壁蜂破茧出巢以后，以1 h作为一天中的时间等级，每2 d作为季节上的时间等级，分别统计两种壁蜂的活动在时间序列上的频率分布并计算出生态位宽度，如表1和表2所示。从表1和表2中可以看出，凹唇壁蜂的日时间生态位宽度大于紫壁蜂的数值，是因为在日时间序列上，凹唇壁蜂由于活动起点温度较低，工作时间长，采粉频率在一天中不同时间相对比较平均，因此，拥有较大的生态位宽度。就

整个季节而言，凹唇壁蜂的时间生态位宽度也明显大于紫壁蜂，这是因为凹唇壁蜂的访花行为在苹果开花的早期就已经开始了，其采访活动基本上与苹果花期相吻合。而紫壁蜂只有在苹果开花的中、后期才比较频繁活动，苹果花期结束以后，需要转移到其它的开花植物上继续采集蜂粮、产卵繁殖。

表 1　凹唇壁蜂和紫壁蜂日活动频率（%）和生态位宽度

活动时间	6:30	7:30	8:30	9:30	10:30	11:30	12:30	13:30	14:30	15:30	16:30	17:30	18:30	生态位宽度
凹唇壁蜂	0.7	4.3	9.7	10.9	12.0	12.7	10.7	9.7	9.4	7.1	6.4	4.0	2.4	0.8121
紫壁蜂	—	—	2.8	10.5	13.6	15.6	15.9	14.6	12.1	10.2	3.8	0.9	—	0.7824

表 2　凹唇壁蜂和紫壁蜂季节活动频率（%）和生态位宽度

日期（月/日）	4/26	28	30	5/2	4	6	8	10	12	14	16	17	生态位宽度
凹唇壁蜂	1.4	6	14.6	5.3	10	16.1	10.8	11.4	5	12.8	4.8	1.8	0.7575
紫壁蜂	—	—	—	0.2	4.2	29.6	16.6	16.6	2.6	19.3	4.9	6.0	0.5897

2.2　空间生态位

将树冠平均分为上、下两部分，分别统计两种壁蜂对树冠不同部位上花朵的采访频率，计算出它们的数量分布百分比，如表 3 所示。从两种壁蜂对树冠上花朵的选择性研究表明，紫壁蜂的空间生态位宽度明显地高于凹唇壁蜂的空间生态位宽度。因为凹唇壁蜂对树冠下层花朵的选择性明显高于树冠上层的花朵，而紫壁蜂对苹果花在树冠上的空间位置的选择性不强，能够比较均衡地利用树冠不同层次的花朵。

2.3　营养生态位

选取凹唇壁蜂和紫壁蜂的花粉团，分别统计两种壁蜂中苹果花粉和其它花粉所占的比例，得出花粉团组成百分比，如表 4 所示。从营养生态位的数值来看，凹唇壁蜂的生态位宽度略低于紫壁蜂的值，说明凹唇壁蜂比紫壁蜂对苹果花粉的选择性更强，而紫壁蜂可以比凹唇壁蜂拥有更多的花粉资源可以利用。

表 3　凹唇壁蜂和紫壁蜂对访花部位的选择率（%）和空间生态位宽度

营养序列	树冠上层	树冠下层	生态位宽度
凹唇壁蜂	21.0	79.0	0.7483
紫壁蜂	53.9	46.1	0.9940

表 4　凹唇壁蜂和紫壁蜂花粉团组成百分比（%）和营养生态位宽度

营养序列	苹果花粉	其它	生态位宽度
凹唇壁蜂	94.5	5.5	0.5580
紫壁蜂	91.4	8.6	0.5932

2.4　筑巢生态位

苹果花期结束后，将巢管收回室内，以巢管内径（mm）为等级，分别统计用泥（凹唇壁蜂）和叶浆（紫壁蜂）所封的巢管的内径，统计出两种巢管在不同内径上的分布频率，如表 5 所示。

在筑巢方面，凹唇壁蜂比紫壁蜂的生态位宽度数值略大，表明凹唇壁蜂对人工巢管

内径的选择程度稍差于紫壁蜂。实际上，紫壁蜂对内径6 mm的巢管的选择率最高，达到48.3%，而凹唇壁蜂对内径为7 mm的巢管的选择率最高，为43.8%。

2.5 生态位重叠和种间竞争系数

根据上述各表中凹唇壁蜂和紫壁蜂在时间、空间和营养序列上的频率分布和生态位宽度，计算出两种壁蜂在不同序列上的生态位重叠和种间竞争系数值，结果如表6所示。

表5 凹唇壁蜂和紫壁蜂巢管内径的选择率（%）和生态位宽度

巢管内径 (mm)	4	5	6	7	8	9	生态位宽度
凹唇壁蜂	—	2.5	39.6	43.8	12.3	1.8	0.5483
紫壁蜂	6.8	37.7	48.3	5.3	1.9	—	0.5219

表6 凹唇壁蜂和紫壁蜂在不同序列上的生态位重叠和种间竞争系数

资源序列	营养	日时	季节	空间	筑巢
生态位重叠	0.9690	0.7755	0.6500	0.6710	0.4930
种间竞争系数	0.9994	0.9350	0.8213	0.8234	0.6052

从生态位重叠的数值来看，凹唇壁蜂和紫壁蜂在时间、空间和营养生态位方面表现出不同程度的重叠和对资源的竞争（表6），但对营养资源的竞争最为明显，其生态位重叠的数值为0.9690，种间竞争系数高达0.9994。即在人工放养的条件下，两种壁蜂都能够比较专一地选择苹果花粉储藏蜂粮，繁育后代。这一生态学特征正是凹唇壁蜂和紫壁蜂能够被成功地用于为苹果传粉的行为学基础。另外，两种壁蜂虽然在日时间序列上的生态位重叠和种间竞争系数也较高，但是，在季节和空间序列上分化比较明显，生态位重叠较小，并且对巢管（繁殖场所）的竞争性最小。

3 讨论

本项研究表明，在长期的进化过程中，凹唇壁蜂和紫壁蜂为了各自的生存，在时间、空间和营养生态位上出现了不同程度的分化，并且在进化上采取了不同的适应对策。从活动时间上来看，两种壁蜂不仅在一天中的活动时间不同，而且在整个季节中，凹唇壁蜂在苹果开花的早期就开始活动，并且随着苹果花期的结束，成虫的采粉活动也基本停止。而紫壁蜂则在苹果开花的中、后期活动能力逐渐加强，苹果开花结束以后，仍然能够采集其它植物的花粉作为蜂粮。这一行为特性，也正好和紫壁蜂比凹唇壁蜂具有较大的营养生态位宽度值相符。

在筑巢方面，紫壁蜂由于对巢管内径的选择性比凹唇壁蜂稍强而具有较小的生态位宽度，在最适巢管内径的选择上也有区别；而且为了减少竞争的压力，适应了在山区缺水的条件下生存，其构筑巢室隔墙和巢管封盖所用的材料由植物叶片咀碎物来代替凹唇壁采集泥源作为筑巢材料。这一点表明，紫壁蜂比凹唇壁蜂的筑巢行为更为进化。

凹唇壁蜂和紫壁蜂在季节和空间的生态位相似性比例表现出较小的重叠，说明两种壁蜂在季节和空间上的生态位分化也很明显。由于它们的营养生态位重叠很大，竞争非常激烈，因此，凹唇壁蜂和紫壁蜂在季节和空间生态位上对资源进行有效的划分而分化，其生物学意义在于尽量减少两个物种在食物资源（蜂粮）利用中的竞争关系。

综上所述，在人工释放的条件下，凹唇壁蜂和紫壁蜂都能够在果园中定居繁殖，比较专一地在苹果花上采粉，同时也为苹果提供足够的授粉。凹唇壁蜂在营养生态位和时间生态位上较高的专一性均表现出其比紫壁蜂对苹果传粉作用更为显著，而紫壁蜂在苹果开花后期的传粉作用较强。尽管两种壁蜂的营养生态位的重叠和竞争十分强烈，但在时间（季节）和空间生态位上的分化（特别是后者）削弱了两种壁蜂的种间竞争关系，使凹唇壁蜂和紫壁蜂都能够在果园中存在，并且相互弥补单独使用一种壁蜂为苹果传粉时的不足，达到最有效地提高果品的产量和质量的目的。

致谢　本文承蒙陈永林研究员和孟祥玲研究员审阅；野外研究得到威海市河西果园和招远市鲁格庄果园有关人员的大力协助并提供工作条件；谨表谢忱。

参　考　文　献

1 Hutchinson G E. The niche: an abstractly inhabited hypervolume. In: The Ecological Theatre and the Evolutionary Play. New Haven: Yale University Press, Conn, 1965, 26～78

2 Levins R. Evolution in changing environments. New Jersey: Princeton University Press, 1968, pp. 120

3 CoLwell R K, Futuyma D J. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, 1971, **52**: 567～576

4 刘建国，马世骏．扩展的生态位理论．见：马世骏主编，现代生态学透视．北京：科学出版社，1990，72～89

5 赵志模，郭依泉．群落生态学原理与方法．重庆：科学技术文献出版社重庆分社，1990，81～89

6 王　刚，赵松岭，张鹏云，陈庆诚．关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究．生态学报，1984，**4**(2)：119～127

7 杨效文，马继盛．生态位有关术语的定义及计算公式评述．生态学杂志，1992，**11**(2)：11～19

8 赵士熙，吴中孚．水稻三种螟虫生态位的研究．见：万方浩，康　乐主编．青年生态学论丛（二），北京：中国科学技术出版社，1992，244～248

9 赵士熙，吴中孚，杨章华．水稻 3 种飞虱生态位的研究．福建农学院学报，1991，**20**(4)：385～390

10 康　乐，陈永林．草原蝗虫营养生态位的研究．昆虫学报，1994，**37**(2)：178～189

11 王开洪，周新远，李隆术．柑桔叶螨及天敌的生态位研究．西南农学院学报，1985，**3**：70～84

12 赵志模．郭依泉．朱文炳．柑桔叶吸汁性害虫生态位研究及竞争群划分。见：万方浩，康　乐主编．青年生态学论丛（二）．北京：中国科学技术出版社，1992，238～243

13 周伟儒等．介绍两种优良北方果树授粉壁蜂．农业科技通讯，1992，**6**：15

14 徐环李等．果树传粉壁蜂——紫壁蜂、凹唇壁蜂生物学研究．果树科学，1994，**11**(3)：153～156

15 杨龙龙，徐环李，吴燕如．凹唇壁蜂和紫壁蜂筑巢，访花行为和传粉生态学的比较研究．生态学报，1997，**17**(1)：1～6

16 Southwood T. R E. Ecological methods——with particular reference to the study of insect population. 1978. 罗河清，周昌清，刘复生（译）．生态学研究方法——适用于昆虫种群的研究．北京：科学出版社，1984，385～386

COMPARATIVE STUDY ON THE NICHE OF *OSMIA EXCAVATA* ALFKEN AND *O. JACOTI* COCKERELL IN APPLE ORCHARDS

Yang Longlong Wu Yanru

(*Institute of Zoology, Academia Sinica Beijing* 100080)

Zhou Weiru

(*Institute of Biological Control, Chinese Academy of Agricultural Sciences Beijing* 100080)

Abstract The niche of the two native bees, *Osmia excavata* Alfken and *O. jacoti* Cockerell, released in apple orchards was comparatively studied in eastern China. The result indicates that the niche breadths (B), niche overlaps (C) and interspecific comptition coefficients (α) on time (day and seasonal), space, nutrition and nesting dimensions are different in the two species. The niche overlap and interspecific competition coefficient on nutrition between *O. excavata* and *O. jacoti* are significantly maximal, with values of 0.9690 and 0.9994 respectively. Those on day time dimension are 0.7960 and 0.9350. The measurements of the two species for space and seasonal time dimensions are relatively small and approximate, with C values of 0.6500 and 0.6710, and α values of 0.8213 and 0.8234 separately. These differentiations reduced the competitive relation between the two species. The competition for nesting tubes is the minimum, with a C value of 0.4930 and a α value of 0.6052. The trophic and time niche breadths of *O. excavata* greater than those of *O Jactoti* show that the former species is more effective in apple pollination for its higher specificity.

Key words *Osmia excavata* Alfken, *O. jacoti* Cockerell, niche, apple, pollination